Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 213-221.

Les cellules perforées des rayons ligneux chez les Euphorbiacées

B. GIRAUD

Résumé : Des cellules perforées des rayons ligneux ont été observées et localisées dans de nombreux genres de la famille des Euphorbiacées. Les différents types de perforation rencontrés sont étudiés et comparés aux types de perforation des éléments vasculaires. Cela conduit à poser le problème de leur importance systématique et de leur signification sur le plan évolutif.

Summary : Perforated ray cells, in the course of a study about *Euphorbiaceæ* woods have been observed. They have been found in many taxa. Types of cell perforation have been described and compared with the types of vessel perforation. That leads to the problem of their systematic importance.

Bernadette Giraud, Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre & Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

L'existence des cellules perforées des rayons ligneux a été révélée en 1933 par les travaux de CHALK & CHATTAWAY. Rappelons qu'il s'agit de cellules constitutives de rayons ligneux d'une taille supérieure à celle des cellules normales des rayons et portant des perforations sur leurs faces radiales. Lorsque deux vaisseaux se trouvent séparés par un rayon ligneux, ces cellules établissent entre les vaisseaux une communication horizontale. Elles se trouvent donc au niveau des cloisons terminales des éléments de vaisseaux, reliant ainsi les travées vasculaires axiales voisines.

Leur présence dans des familles très diverses fut signalée en 1933 par CHALK & CHATTAWAY, puis en 1973 par MCLEAN & RICHARDSON. Ces derniers ont trouvé également leur équivalent dans les éléments du phloëme secondaire (cellules perforées des rayons libériens).

Très courantes chez certaines familles, notamment les Olacacées (BOUREAU, 1957), les Rubiacées (MCLEAN & RICHARDSON, 1973), les Annonacées (BOTOSSO & GOMES, 1982), leur présence chez les Euphorbiacées est donnée comme occasionnelle. METCALFE & CHALK (1950) les localisent dans les genres *Aporosa*, *Bridelia*, *Drypetes*, *Blachia*, *Microdesmis* et *Necepsia*. STERN (1967) les retrouve chez certaines *Cluytieæ* : *Cnidoscolus* et *Dimorphocalyx*. Elles sont décrites par MCLEAN & RICHARDSON (1973) chez *Antidesma platyphyllum* et par NAZMA, SUNDARSIVARAO & VIJENDRARAO (1981) chez *Drypetes roxburghii*. La présente étude montre que les cellules perforées des rayons ligneux se rencontrent beaucoup plus fréquemment chez les Euphorbiacées.

Tableau 1 : Bois d'Euphorbiacées examinés : distribution des cellules perforées des rayons ligneux (+ = présentes ; — = absentes).

Matériel étudié	Nº de collection C.T.F.T.	Provenance	Cellules perforées
Alchornea brachygyna Pax & Hoff.	22901	Brésil	—
A. cordifolia Muell. Arg.	17608	Cameroun	—
A. costaricensis Pax & Hoff.	14033	Panama	+
Alchorneopsis floribunda Muell. Arg.	18225	Brésil	—
Aleurites moluccana Willd.	6161	Nouvelle-Calédonie	—
Amanoa caribæa Kr. & Urb.	4723	Guadeloupe	—
A. guyanensis Aubl.	8054	Guyane	—
Anthostema aubryanum Baill.	15658	Gabon	—
Aparisthmium cordatum Baill.	22006	Équateur	+
Aporosa roxburghii Baill.	20935	Bengla Desh	+
Baccaurea deflexa Muell. Arg.	18435	Sumatra	+
B. sapida J.	3226	Indochine	+
Baloghia lucida Endl.	13934	Australie	+
Bridelia ferruginea Benth.	22174	Angola	+
B. grandis P. & Hutch.	16978	Côte d'Ivoire	+
B. pervilleana Baill.	13753	Madagascar	—
B. retusa Spreng.	17775	Indes	+
B. scleroneura Muell. Arg.	22177	Angola	+
B. tulasneana Baill.	13217	Madagascar	—
Caryodendron amazonicum Ducke	21255	Équateur	—
Chætocarpus schomburgkianus Pax & Hoff.	23167	Venezuela	—
Cleidion prealtum Croizat	22761	Brésil	+
Cleistanthus collinus Hook. f.	12463	Indes	+
C. kasaiensis J. Léonard	19865	R. Congo	+
Conceveiba simulata Steyerm.	22795	Brésil	—
Croton louveli Leandri	13758	Madagascar	+
C. matourensis Aubl.	4682	Surinam	—
C. mutisianus H.B.K.	22010	Équateur	—
C. olingandrus Hutch.	15730	Gabon	—
Drypetes variabilis Vitt.	9327	Guyane	+
Elæophorbia grandifolia Stapf	19818	R. Congo	+
Euphorbia candelabrum Trém.	21740	Angola	+
Excœcaria agallocha L.	11974	Indes	+
Glycydendron amazonicum Ducke	18234	Brésil	—
Hieronyma alchorneoides Allem.	8279	Équateur	+
H. andina Pax & Hoff.	23538	Équateur	+
H. chocoensis Cuatr.	21312	Équateur	+
Hura crepitans L.	22074	Guyane	—
Jatropha curcas L.	11223	Bolivie	+
J. mahafalensis Jum. & H. Perr.	13763	Madagascar	+
Mabea argutissima Croizat	22068	Équateur	+
N. nitida Benth.	18226	Brésil	—
Maprounea guianensis Aubl.	4407	Surinam	—
Mareya micrantha Muell. Arg.	20487	Côte d'Ivoire	—
Micrandra elata Muell. Arg.	17477	Pérou	—
M. spruceana R. Schultes	16221	Pérou	—
Nealchornea japurensis Huber	22751	Brésil	—
Oldfieldia africana Benth. & Kook. f.	23825	R. Congo	—
Pera glabrata Baill.	4646	Surinam	+
Protomegabaria stapfiana Hutch.	24387	Côte d'Ivoire	—
Richeria racemosa Pax & Hoff.	22814	Brésil	+
Securinega capuronii Leandri	13773	Madagascar	—
S. durissima Gmel.	23357	Iles Maurices	—
S. samoana Croizat	18035	Wallis-Futuna	—

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les échantillons étudiés, d'origine cosmopolite, ont été sélectionnés parmi les très nombreux bois de la xylothèque du Centre Technique Forestier Tropical de Nogent-sur-Marne, France (Tabl. 1). Ils correspondent normalement à la partie adulte du bois d'Euphorbiacées ligneuses à port arbustif ou arborescent.

Des petits cubes, prélevés de ces échantillons, ont été débités au microtome à glissière en coupes minces de 15 à 20 μm, suivant les trois plans classiques de l'étude microscopique du bois. Ces coupes minces colorées au vert d'iode ont été montées dans de l'Euparal. L'étude microscopique a été complétée par l'observation des éléments du bois dissociés. Les macérations chimiques ont été réalisées en utilisant un mélange à parts égales d'acide chromique et d'acide nitrique.

L'estimation des dimensions de vaisseaux est basée sur les normes préconisées par Boureau (1957), les qualificatifs attribués aux diverses grandeurs exprimées étant les suivants : éléments de vaisseaux assez courts pour des longueurs comprises entre 250 et 350 μm, moyens entre 350 et 800 μm, assez longs de 800 à 1100 μm et très longs de 1100 à 1900 μm ; éléments de vaisseaux de petit diamètre de 50 à 110 μm, d'un diamètre moyen de 100 à 200 μm et assez grands à très grands d'un diamètre tangentiel compris respectivement entre 200 à 300 μm et 300 à 400 μm.

RÉSULTATS

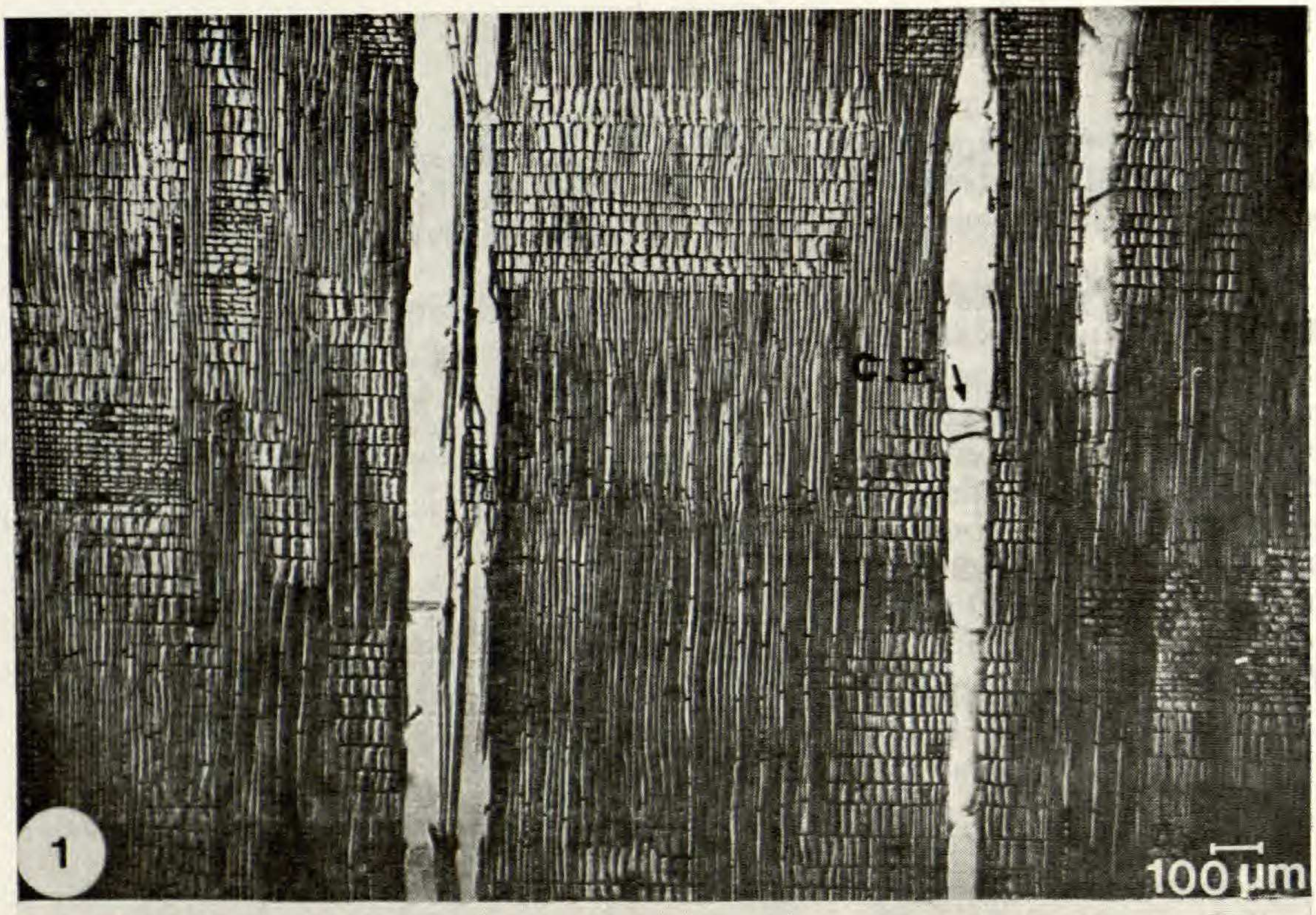
Les cellules perforées des rayons ligneux sont présentes dans 26 espèces sur les 54 observées. Selon McLean & Richardson ce type de cellule se rencontre plus fréquemment chez les plantes arbustives ; cette tendance ne se retrouve pas chez les Euphorbiacées où l'on peut dénombrer parmi les espèces concernées autant d'arbres de première grandeur que d'arbres de taille plus réduite et d'arbustes.

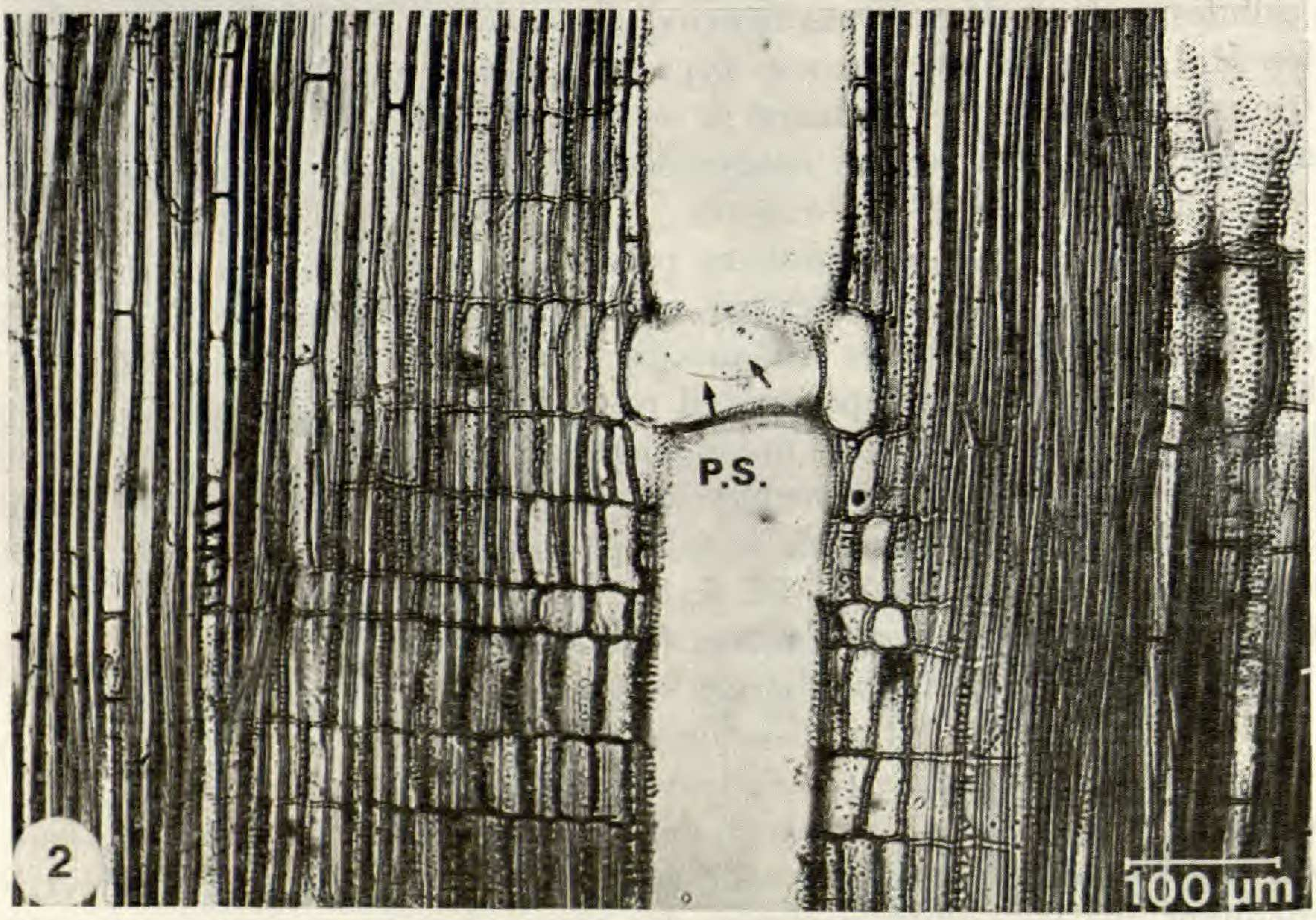
Les espèces citées dans cet article ne présentent pas de connexions radiales intervasculaires comparables à celles décrites par van Vliet (1976) chez les Combrétacées ou par Botosso & Gomes (1982) chez les Annonacées sous l'appellation de « radial vessels ». Chez les Euphorbiacées il s'agit de « perforated ray cells » selon la terminologie anglo-saxone. Les perforations se trouvent situées uniquement sur les faces radiales (Pl. 1, *1*, *2* ; 2, *1*, *2*).

Les cellules perforées des rayons ligneux sont de forme rectangulaire et se distinguent nettement des éléments de vaisseaux de taille réduite qui ont des formes plus effilées avec toujours des languettes terminales (Pl. 4, *2-4*). Leurs parois portent les mêmes ponctuations aréolées que les parois des vaisseaux (Pl. 3, *2*).

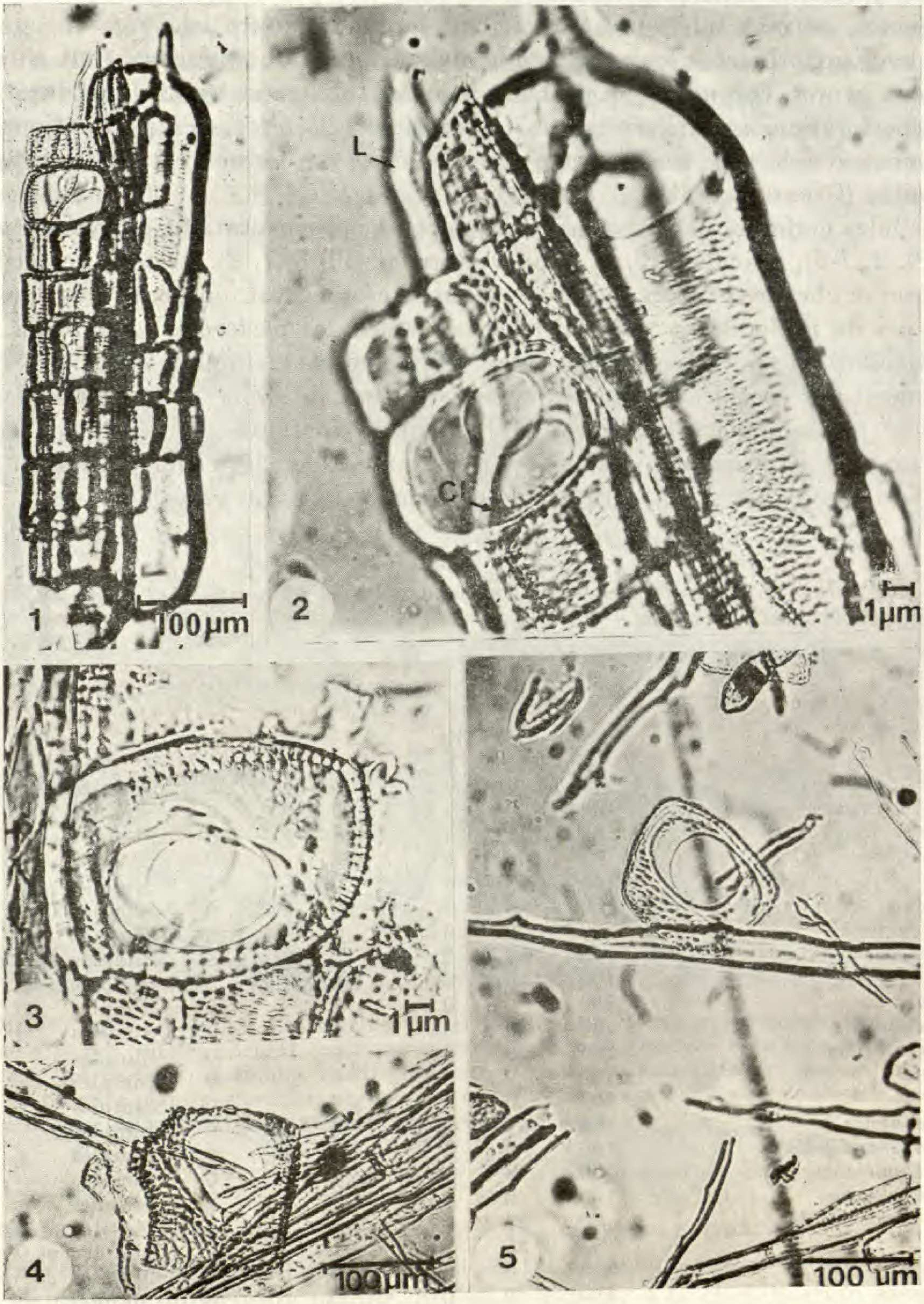
Les rayons ligneux des Euphorbiacées sont très hétérogènes (sauf chez *Hura* et *Androstachys*). Cette hétérogénéité est réalisée de plusieurs façons à partir de quatre types cellulaires : des cellules très couchées radialement, des cellules couchées (moins longues que les précédentes), des cellules carrées et des cellules dressées. Suivant l'espèce et même parfois suivant l'échantillonnage, l'un de ces types cellulaires peut manquer. On remarquera cependant que les cellules perforées des rayons ligneux se trouvent toujours situées dans les files des cellules dressées (Pl. 1, *1*, *2*), plus rarement au niveau des cellules carrées chez *Pera glabrata.*

On remarque que les cellules perforées se rencontrent plus souvent dans des rayons plurisériés que dans des rayons exclusivement unisériés. On peut noter semble-t-il l'existence d'une relation entre la densité des rayons ligneux et la présence de cellules perforées.





Pl. 1. — Plan radial de **Croton louveli** Leandri : **1**, observer l'hétérogénéité cellulaire des rayons ligneux ; noter la présence d'une cellule perforée au niveau des cellules dressées d'un rayon ligneux (c.p.), × 340 ; **2**, cette cellule particulière du rayon porte des perforations simples (p.s.) sur ses faces radiales, × 132.



Pl. 2. — Dissociations présentant des cellules perforées des rayons ligneux à perforations simples ; **1-2, Cleistanthus collinus** Hook. f. ; fragment de rayon ligneux accolé à des éléments de vaisseaux ; une cellule de ce rayon communique avec l'un des éléments de vaisseaux (dont on distingue la cloison (Cl) et la languette (L) terminales) par des perforations simples ; **3, Cleistanthus collinus** Hook. f. ; **4, Jatropha curcas** L. ; **5, Jatropha mahafalensis** J. & H. Perr. (1, 4, 5, × 132 ; 2, 3, × 340).

Les cellules perforées sont présentes surtout dans des plans ligneux à faible densité de rayons ligneux, souvent inférieure à 10 rayons par mm tangentiel.

Chez les Euphorbiacées les perforations des éléments de vaisseaux sont simples dans de nombreux genres, cependant, il n'est pas rare de trouver ces types de perforations associés à des perforations scalariformes, des perforations réticulées, des perforations de type intermédiaire entre le type scalariforme et réticulé ou des formes vestigiales rappelant les types précités (Giraud, 1981).

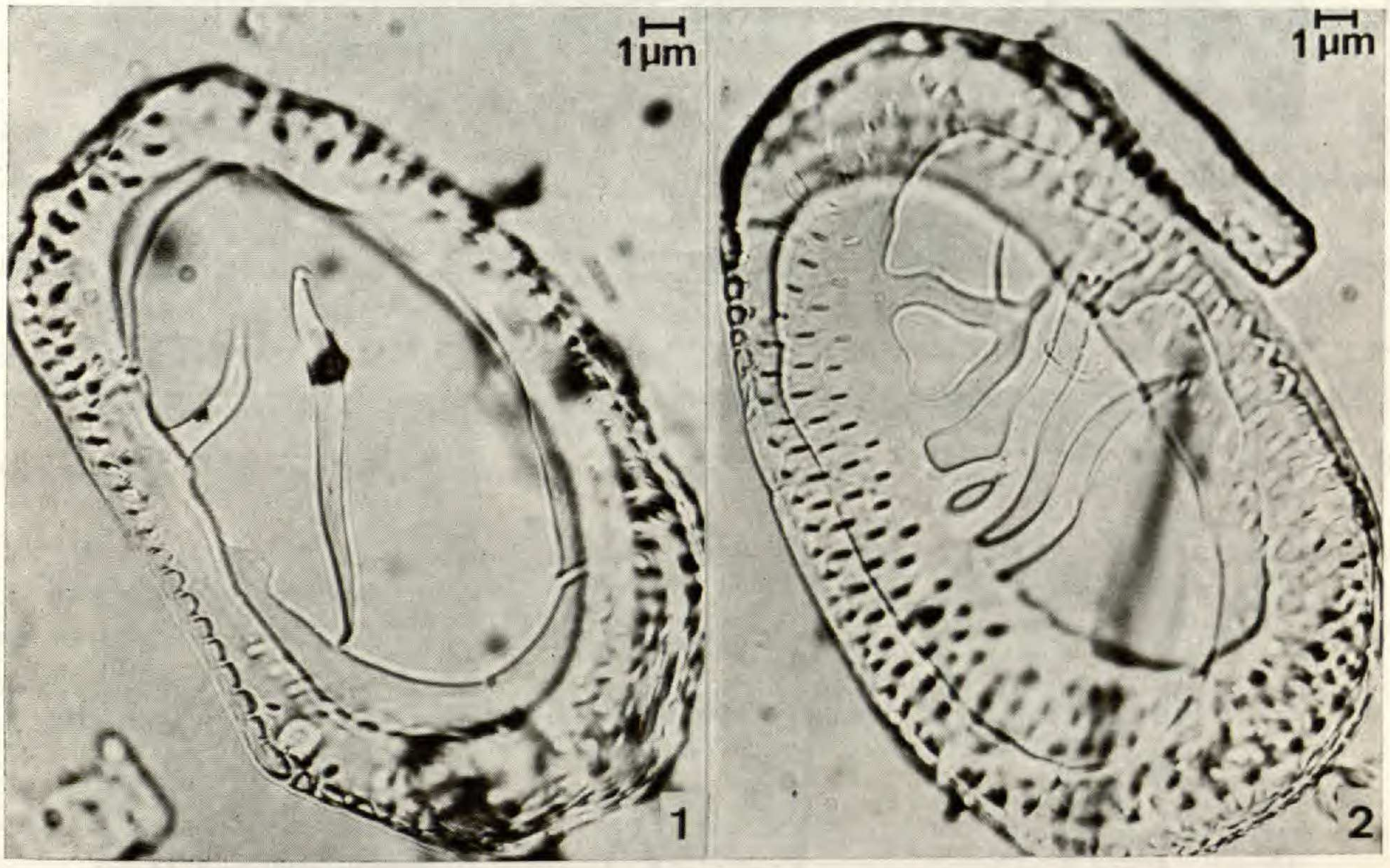
Les cellules perforées des rayons ligneux portent des perforations de types semblables : simples (Pl. 2, *1-5*), réticulés (Pl. 4, *1*) ou vestigiales (Pl. 3, *1*, *2*). Le type scalariforme n'a pas été observé chez les espèces recensées. Dans le cas général, on peut remarquer un rappel des types de perforations vasculaires chez les cellules perforées. Le tableau 2 montre cette particularité : si les perforations des vaisseaux sont simples, celles des cellules le sont également ; si les perforations des vaisseaux sont de différents types, celles des cellules présentent les mêmes tendances, à l'exception toutefois du type scalariforme qui, même présent chez les vaisseaux, ne se retrouve jamais chez les cellules. C'est le cas précis de *Baccarea deflexa*, *B. sapida*, *Bridelia ferruginea* et *Drypetes variabilis*.

Tableau 2 : Perforations des éléments de vaisseaux (types et pourcentages) et types de perforations des cellules des rayons.

Espèces	Perforations éléments de vaisseaux					Perforations cellules des rayons
	S.	Sc.	R.	(Sc. + R.)	V.	
Alchornea costaricensis	94	0	0	0	6	Simples et Vestigiales
Aparisthmium cordatum	100	0	0	0	0	Simples
Aporosa roxburghii	88	4	4	3	0	Simples et Réticulées
Baccaurea deflexa	80	10	0	0	10	Simples
B. sapida	41	28	0	0	31	Simples
Baloghia lucida	100	0	0	0	0	Simples
Bridelia ferruginea	98	0	0	0	2	Simples
B. grandis	95	0	0	0	5	Simples et Vestigiales
B. retusa	100	0	0	0	0	Simples
B. scleroneura	100	0	0	0	0	Simples
Cleidion prealtum	100	0	0	0	0	Simples
Cleistanthus collinus	100	0	0	0	0	Simples
C. kasaiensis	100	0	0	0	0	Simples
Croton louveli	100	0	0	0	0	Simples
Drypetes variabilis	83	17	0	0	0	Simples
Elæophorbia grandifolia	100	0	0	0	0	Simples
Euphorbia candelabrum	100	0	0	0	0	Simples
Excœcaria agallocha	100	0	0	0	0	Simples
Hieronyma alchorneoides	58	27	1	0	12	Simples et Vestigiales
H. andina	53	25	1	1	19	Simples et Vestigiales
H. chocoensis	84	0	0	0	16	Simples et Vestigiales
Jatropha curcas	100	0	0	0	0	Simples
J. mahafalensis	100	0	0	0	0	Simples
Mabea argutissima	100	0	0	0	0	Simples
Pera glabrata	100	0	0	0	0	Simples
Richeria racemosa	78	0	3	3	13	Simples et Vestigiales

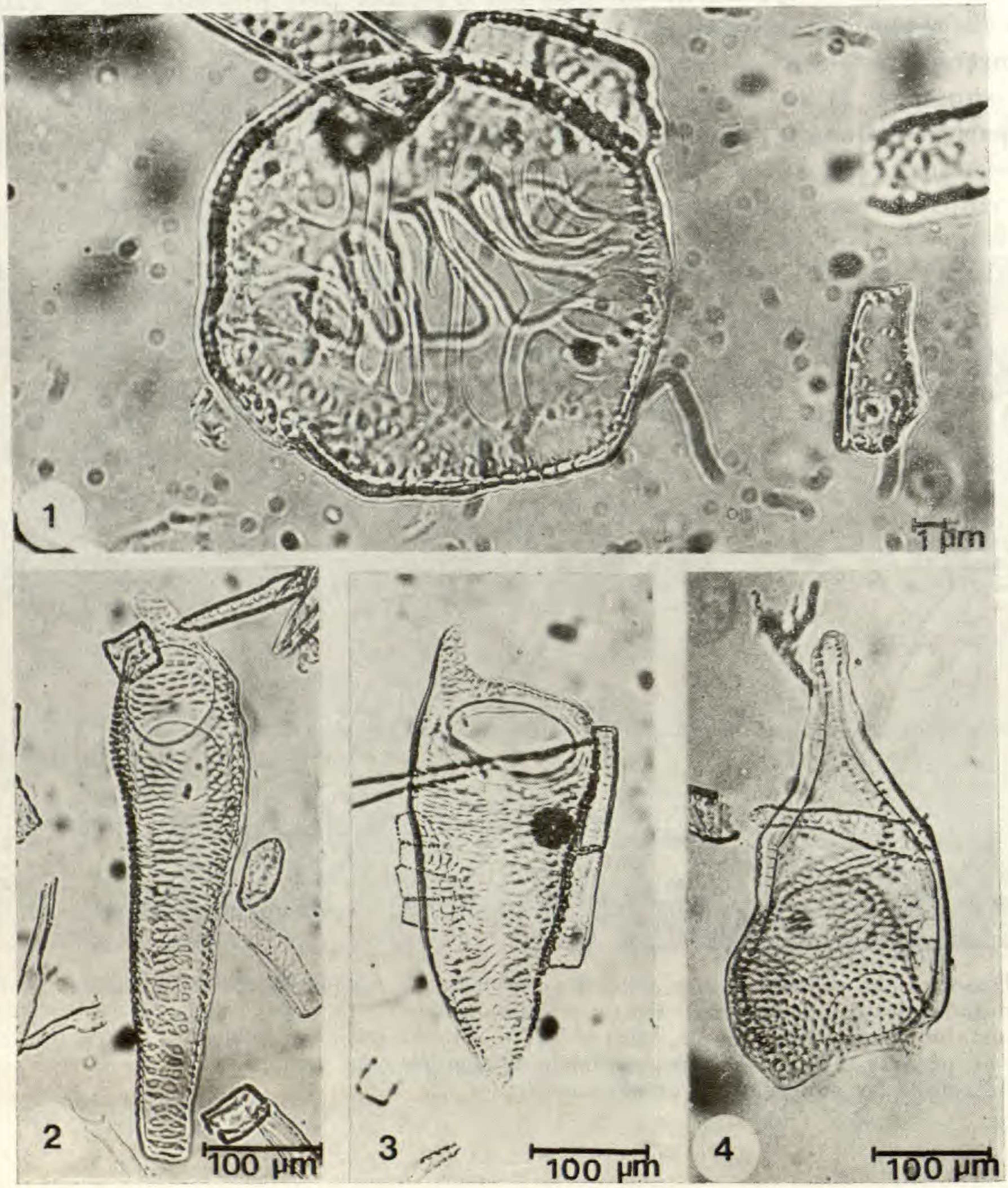
Légendes : % de perforations simples (S.) ; scalariformes (Sc.) ; réticulées (R.) ; 1/2 scalariformes — 1/2 réticulés (Sc. + R.) ; vestigiales (V.).

C'est principalement dans les bois dont les éléments vasculaires ont un petit diamètre et une longueur moyenne que l'on retrouve ces sortes de cellules dans les rayons ligneux. Le rapport de la longueur des fibres à celle des éléments de vaisseaux (Baretta-Kuipers, 1976) est un indice d'évolution. Un bois est d'autant plus primitif que la valeur de ce rapport se rapproche de l'unité. Les bois sans cellules perforées ont pour la plupart un rapport qui est de l'ordre de 1,6. Les bois avec cellules perforées ont un rapport souvent supérieur (1,9 à 2,8 et parfois plus). Ce qui laisse à penser que la présence de cellules perforées dans les rayons ligneux pourrait être considérée comme un indice d'évolution.



Pl. 3. — Dissociations présentant des cellules perforées chez **Alchornea costaricensis** Pax & Hoff. ; les faces radiales des cellules portent des types différents de perforations : **1**, la face radiale au premier plan porte une perforation simple, l'autre face une perforation vestigiale ; **2**, perforation simple sur la face au premier plan, perforation vestigiale de type réticulé sur l'autre face ; observer sur la paroi de cette cellule les ponctuations aréolées contiguës. (× 340).

L'étude anatomique en cours sur les bois d'Euphorbiacées permettra peut-être d'apporter plus de précision concernant l'incidence d'un tel caractère sur la distinction de séries évolutives dans cette importante famille. Si l'on se reporte à la classification proposée par Webster (1975), on remarque que les cellules perforées sont plus fréquentes chez les Phyllanthoidées.



Pl. 4. — **1**, cellule de rayon ligneux perforée à perforations de type réticulé chez **Aporosa roxburghii** Baill., × 340 ; **2**, **3**, éléments de vaisseaux de petites dimensions chez **Jatropha mahafalensis** J. & H. Perr., × 132 ; **4**, *idem*, chez **Excœcaria agallocha** L., × 132.

BIBLIOGRAPHIE

Baretta-Kuipers, T., 1976. — Comparative wood anatomy of Bonnetiaceæ-Theaceæ-Guttiferæ. In *Wood Structure in Biological and Technological Research, Leiden, Bot. ser.* 3 : 76-101.

Boureau, E., 1957. — *Anatomie végétale*, P.U.F., t. III, Paris.

Botosso, P. C. & Gomes, A. V., 1982. — Radial vessels and series of perforated ray cells in Annonaceæ. *I.A.W.A. Bulletin*, n.s., 3 (1) : 39-44.

Chalk, L. & Chattaway, M. M., 1933. — Perforated ray cells. *Proc. Roy. Soc.* (B) 113, nº B 780 : 82-92.

Giraud, B., 1981. — Structure des perforations des éléments de vaisseaux dans le genre Hieronyma Allem. (Euphorbiaceæ). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 3, section B, *Adansonia*, nº 1 : 95-104.

Hutchinson, J., 1969. — Tribalism in the family Euphorbiaceæ. *Amer. J. Bot.* 56 (7) : 738-758.

McLean, J. D. & Richardson, R. E., 1973. — Vascular ray cells in woody stems. *Phytomorphology* 23, nº 1-2 : 59-64.

Metcalfe, C. R. & Chalk, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons.* Vol. II, Oxford, Clarendon Press.

Nazma, B. Sundarsivarao & Vijendrarao, R., 1981. — Occurrence of perforated ray cells in the wood of Drypetes roxburghii (Wall.) Hurusawa. *I.A.W.A. Bulletin*, n.s., 2 (4) : 201-203.

Normand, D., 1955. — *Atlas des bois de la Côte d'Ivoire.* C.T.F.T. pub. nº 9, Nogent-sur-Marne, France.

Stern, W. L., 1967. — Kleinodendron and xylem anatomy of Cluytieæ (Euphorbiaceæ). *Amer. J. Bot.* 54 : 663-676.

Vliet van, G. J. C. M., 1976. — Radial vessels in rays. *I.A.W.A. Bulletin* 1976 (3) : 35-37.

Webster, G. L., 1975. — Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceæ. *Taxon* 24 (5/6): 593-601.